

# ショウジョウバエの糖受容突然変異体を用いた味覚受容機作の研究

著者	磯野 邦夫
学位授与機関	Tohoku University
学位授与番号	403
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10097/38167">http://hdl.handle.net/10097/38167</a>

( )

シ ャ ウ ジ ャ ウ バ エ の 糖 受 容 突 然 変 異 体

を 用 い た 味 覚 受 容 機 作 の 研 究

磯 野 邦 夫

( 1 9 7 4 )

目次		
緒言		--- 2
第一部 糖受容突然変異体の作成		
I	材料(キイロシヨウジョウバエの系統)	--- 4
II	突然変異の誘起と固定	--- 6
III	糖に対するハエの味覚行動	--- 7
IV	突然変異の検出	--- 19
第二部 突然変異体の味覚生理学的研究		
V	唇弁糖受容器とその反応	--- 23
VI	糖受容器反応の変異の検出	--- 38
VII	突然変異体の遺伝学的実験	--- 43
VIII	論議	--- 48
IX	摘要	--- 51
X	謝辞	--- 53
XI	引用文献	--- 54

## 緒言

昆虫類の味覚受容器 *gustatory receptor* は口器や跗節 *tarsus* に存在する化学感覚毛 *chemosensory hair* 中に分化して、幾つかの神経細胞によって構成される。構造上からも機能的にも複雑な脊椎動物の味覚受容器にくらべて、著しく単純な味覚のモデルを提供してくる。ハエの味覚受容器に関する研究は *Hodgson*<sup>1)</sup>、森田<sup>2)</sup>らによって電気生理学的な手法が導入されて以来、主としてアオバエ *Phormia* やニハエ *Boettcherisca* 等の種類の糖・塩及び水受容器に関する多くの詳細な報告<sup>3), 4)</sup> が行われている。これら研究により受容器の特性や信号の伝達過程についての現象面への理解は比較的よく得られたが反面、味物質と受容器との相互作用による興奮の初期成立過程についてはまだ不明な点が多い。

しかし糖受容器については近年脊椎動物や昆虫<sup>6)</sup>で、受容物質を分離する試みがいくつかなされておき、味覚の初期過程に関する新しい

情報が得られつつある。

一方走化性バクテリア<sup>7), 8)</sup>を Adler<sup>9), 10), 11)</sup>らから種々  
の突然変異株を利用して受容メソッドの分離  
に成功してゐる。高等動物の味覚の受容モ  
デルとしてその適用する<sup>12)</sup>とはできるとい  
ふ。神経系をとり、動物の中に、この  
ようなる遺伝学的手法を用ゐる唯一の  
材料があるキイロショウジョウバエ<sup>9), 10), 11)</sup>は以上の  
観点から受容機作を研究する上を多くの利  
点を備えてゐると思われよう。

しかしキイロショウジョウバエの味覚反応  
についてアオバエ等の大型のハエに較べた  
受容器が小さく(本論文25頁)刺激や記録  
が比較的困難なためにこれまでにほんの報告  
がなかつた。

本論文はこのハエの味覚反応について行動  
学的・電気生理学的に得られた知見を述べ、  
この味覚突然変異体を作成して遺伝学的  
考察を行い、受容機作について論議した。

情報が得られつつある。

一方走化性バクテリア<sup>7), 8)</sup>では Adler らが種々の突然変異株を利用して受容タンパク質の分離に成功しているが、高等動物の味覚の受容モデルとしてその適用する<sup>9), 10), 11)</sup>とはできないであろう。神経系をとり、動物の中で、このような遺伝学的手法を利用できる唯一の材料であるキイロショウジョウバエ以上は以上の観点から糖受容機作を研究する上を多くの利点を備えていると思われる。

しかしキイロショウジョウバエの味覚反応についてアオバエ等の大型のハエに較べると受容器が小さく(本論文25頁)刺激や記録が比較的困難なためにこれまでほとんど報告がなかった。

本論文はこのハエの味覚反応について行動学的・電気生理学的に得られた知見を述べ、この味覚突然変異体を作成して遺伝学的考察を行い、受容機作について論議した。

# 第一部 糖受容突然変異体の作成

## I 材料 ( キイロシヨウジヨウバエの系統 )

Oregon R に由来する野生型の系統 AA75-2 を用いて以下述べる方法により第 I ~ III 連鎖群にわたって isogenic な系統 AA75-3 を作成しこれを実験に用いた。(図1)

AA75-2 の雄と T-5 の処女雌 ( $\widehat{XX}/Y$  ;  $Cy/Pm$  ;  $Ubx/Sb^*$ ) との交雑を行う。F<sub>1</sub> の  $CyUbx$  の雄を再び T-5 処女雌と交雑する。この F<sub>2</sub> を生じこれに  $CyUbx$  の雌雄 (♂ :  $X/Y$  ;  $Cy/+$  ;  $Ubx/+$  ; ♀ :  $\widehat{XX}/Y$  ;  $Cy/+$  ;  $Ubx/+$ ) を互いに交雑して次世代に野生型の雌雄 (♂ :  $X/Y$  ;  $+/+$  ;  $+/+$  ; ♀ :  $\widehat{XX}/Y$  ;  $+/+$  ;  $+/+$ ) を得、これらに inbreeding して系統 AA75-3 を分離した。

AA75-3 は上記の F<sub>1</sub> 雄の野生型の染色体をホモにのり isogenic line であるので遺伝的差異は雌雄間の X 染色体によるもので以外は無視できる。故に材料の遺伝的均一性を得るに

\*  $\widehat{XX}$  : attached X chromosome ,

$Cy$  : Curly wings

$Pm$  : Plum eye color

$Ubx$  : Ultrabithorax halteres

$Sb$  : Stubble bristles

このうち  $\widehat{XX}$ ,  $Cy$ ,  $Pm$ ,  $Ubx$  は交叉抑制および劣性致死作用をもつ。 $Sb$  は劣性致死作用のみをもつ。





とかわさる。以下特に断りのある場合を除き、ハエはニワ AA 75-3 の雄を用いて実験を行った。

## II 突然変異の誘起と固定

羽化後 1 ~ 2 日の AA 75-3 の雄約 150 匹に 0.5 % の ethylmethane sulfonate (EMS) を加えて 10<sup>-4</sup>M sucrose 溶液を 18 時間摂食させ突然変異を誘起させた。24 時間後に処理雄を 1 匹ずつ T-5 の処女雌 3 匹と交雑し、F<sub>1</sub> の雄約 1200 個体を得た。これらから誘起された突然変異を分離・固定する為に前述した交配手順と同様にし、一匹ずつ処理された染色体をホモにし、この誘起剤の効果に、9 為性致死突然変異を誘発した系統を、倉のり約 400 系統を作成するにわかつた。致死遺伝子を持つ系統は第二染色体の *cy* と第三染色体の *Ubx* とバウンスさせ維持した。両染色体に同時に致死遺伝子を有する系統は除外した。ニワうち 97 系統は致死遺伝子

を信じるに、むしろ染色体とホルモンの作用は、  
 ほかにもある。作成した系統の中には形態突然  
 変異や走光性・運動性等の異常な変異を信ず  
 るものもある。

皿 糖に対する人工の味覚行動

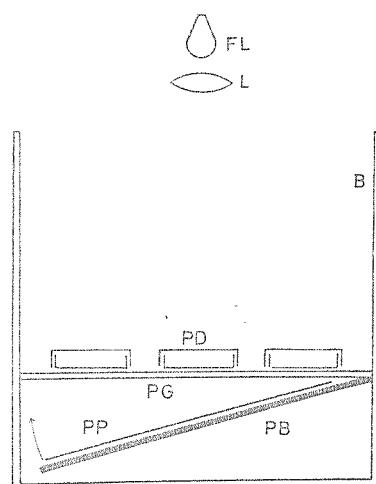
作成した多数の系統中から味覚変異系統を  
検出するに、これには迅速で容易な味覚反応の検  
定法が必要である。このために直接各系統に  
ついて感覚器における反応を調べるよりハエ  
の行動反応を利用する方法が適しである。糖に  
対するハエの行動反応を調べるには従来から  
反射<sup>(2)</sup>を利用する方法、摂食活動<sup>(3)</sup>や摂食量<sup>(4)</sup>を  
記録する方法等があるが、キイロショウジョウ  
バエでは技術的にこれらの方法が不適である。  
このため、ヤトリ皿を用いたハエの集団行動を  
測定する新しい方法を用いた。

25℃ においゝ通常のとうもろこし - イ - ス  
ト培地で飼育したハエの羽化後3日以内の成  
虫集団を実験に用いた。口紙に浸した0.1 M

sucrose 溶液を2時間ハエに摂食させ栄養条件を整え、から  $20^{\circ}\text{C}$  において20時間絶食させた。この前処理によりハエの味覚行動反応は著しく促進される。ハエを、内径85mm・深さ20mmのヤトリ皿に移す。ヤトリ皿には内径22mm・高さ5mmの小さなガラスリッジ<sup>を</sup>底に四方に配置し、これらの4個のリッジの中には各々、種々の糖溶液を2%寒天を固め<sup>に</sup>のものを入れ、おく(図2)。

ハエはこれらの4種の溶液を選択しリング中に集合するが、これを撮影して各リングに集まったハエを数え<sup>た</sup>。ハエを入れ<sup>た</sup>ヤトリ皿は図2に示した装置の中に入れ、 $25^{\circ}\text{C}$  において暗室中で撮影した。装置は暗箱の中段にセットし、 $50 \times 50 \text{ cm}$ の透明ガラス板に20個ほどのヤトリ皿を配置しガラス板の下に印画紙をハエの摂食行動を攪乱せず、隨時出し入れできるようにした。写真にはリング内とヤトリ皿底部にいるハエは影とく<sup>ら</sup>写るがヤトリ皿の側面や上面にいるものは写される

(a)



(b)

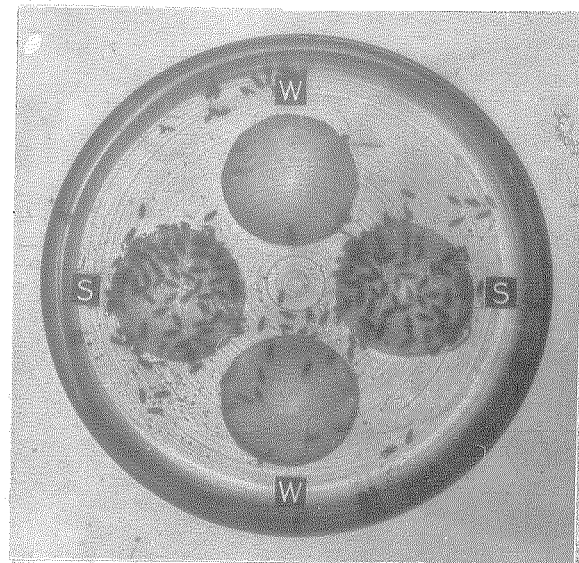


図 2

ハエの味覚行動を定量するためのペトリ皿法。(a)撮影装置概略図。B:暗箱 FL:光源 L:集光用レンズ PB:黒いプラスチック板で作った印画紙装填台 PD:ペトリ皿 PG:ガラス板 PP:印画紙 (b)写真例。W:対照として用いた蒸留水のみのリング S:  $10^{-1}$  M sucrose 溶液のリング。それぞれの溶液は2%寒天を加え、ゲル化して用いた。黒のスポットはハエの影像である。

いゝリンフ中の実際に摂食してゐるハエの数を写真から判定する = とかゝる。撮影は 15/分 には 30/分 毎に行いゝ時間に行ふ。調べる。撮影直後、暗室球照明下で印画紙を交換する。この操作においてハエはほとんど機械的・視覚的の攪乱を受けない。

最初に種々の糖に対する反応を対照の蒸留水と比較して調べる。この4個のリンフのうち向ひ合う2個に糖溶液を、残り2個に蒸留水を配置してハエに両者を選択させてみる。ハエは糖溶液の濃度がある閾値以上であれば、これら2種の溶液を区別して糖側により多く集まるようになる。図2(b)は 0.1M Sucrose と蒸留水とを選択させてみる。あるハエはほとんど糖側に集まるといふ。糖側 (S)、蒸留水側 (W) に集まったハエの数をそれぞれ  $s$ 、 $w$  とすると反応値  $K$  は次のように定められる。

$$K = \frac{s}{s + w}$$

$K$  は糖の種類とその濃度により 0.5 から 1.0

の間で変化する値である。(  $s \geq w$  )

K 値は用いた糖濃度が低い時は時間経過に対してほとんど変化を示さないうが、高濃度の糖に対しては著しい時間依存性を示した。(図3)

は  $1/17$ ,  $10^{-1}/17$ ,  $10^{-2}/17$  sucrose に対する K 値の時間経過の典型的な例である。 $10^{-2}/17$  sucrose には  $K = 0.78$  (平均値),  $10^{-1}/17$  sucrose には  $K$  は  $0.92 \sim 0.99$  の間にある。ほとんど時間依存性を示さないうが、 $1/17$  sucrose には  $K$  は 5 分後に  $0.96$  と高い値を示したが、時間後に  $0.56$  にも低下した。高濃度の糖に対するこのような反応性の変化は調った 8 種類の糖すべてについて認められた。及び  $1/17$  D-fructose,  $1/17$  lactose,  $1/17$  maltose,  $1/17$  D-mannose,  $1/17$  D-galactose,  $3 \times 10^{-1}/17$  D-glucose,  $3 \times 10^{-1}/17 \sim 1/17$  xylose に対しても  $1/17$  sucrose と同様 K 値は時間経過とともに著しく低下した。これは蒸留水側と糖側とを往復するハエによる溶液表面の汚染の結果であるとも考えられるので、K 値の代わりに

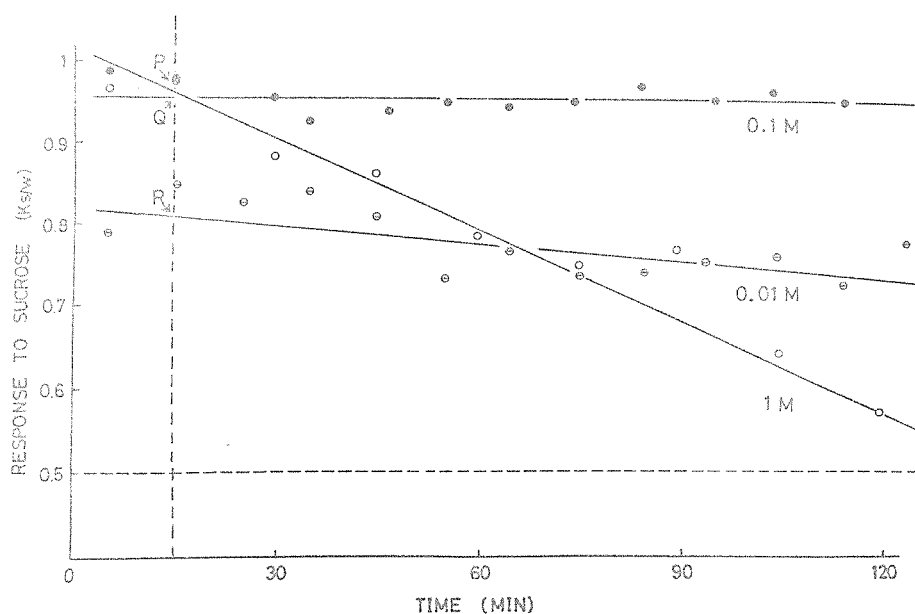


図 3

1, 0.1, 0.01 M sucrose 2% 寒天溶液に対する  
 3 ハエの反応。横軸はセット後の時間、縦軸  
 は  $K$  値 (本文参照)。P, Q, R は各時間の  
 反応値から外挿法により求めた。それぞれ 1,  
 0.1, 0.01 M sucrose に対する 15 分後におけ  
 る値を示す。

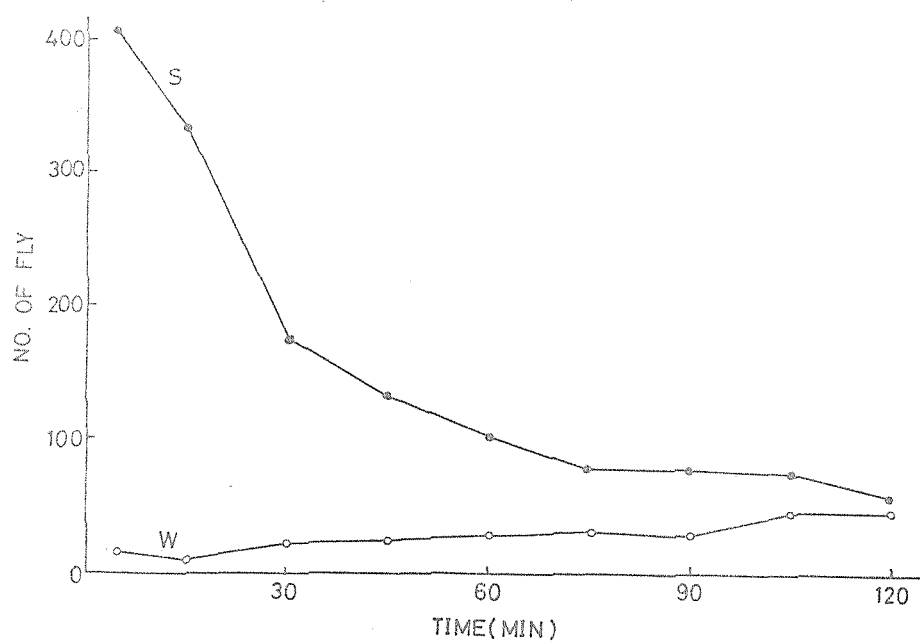


図 4

1 M sucrose 2 % 寒天 溶液 (S) と 対照 の 2 % 寒天 溶液 (W) に 集 了 3 工 数 の 時 間 変 化。



$s$  と  $w$  の時間経過をそれぞれ別個に調べる。蒸留水側では、時間の経過とともに  $w$  の値が上昇する。一方、糖に与える汚染の可能性も考えられる。しかし、最初の1時間に特に著しい  $s$  値の減少がみられ、 $K$  値の変化が主として  $s$  値の急激な減少に起因することは明らかである(図4)。

アオバエでは高濃度の糖の摂取により、*sucrose*, *glucose*, *fructose* に対する摂食行動の閾値が上昇すること(15)が報告されており、この場合  $K$  値の変化は実験中に摂食させて糖に与えるものかもしない。  $K$  値が時間依存性をもち、 $t$  によって  $K$  値が変化する。人工をセッティング後、15分毎に2時間にわたって計8回の写真撮影を行い、8個の  $K$  値から外挿法によって15分後の  $K$  値を推定して求める。(図3のP, Q, R)

図5は8種の糖 - *sucrose*, *maltose*, *lactose*, *glucose*, *fructose*, *galactose*, *mannose*, *xylose* - に対するアオバエの反応。濃度を横軸にとりあらわしている。

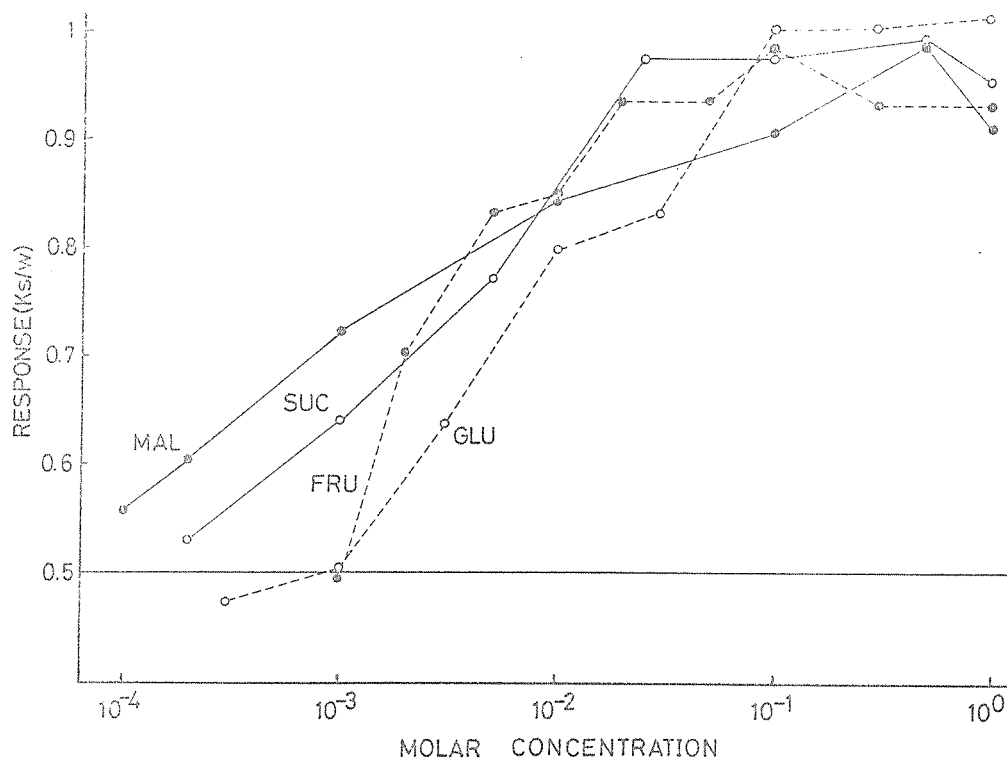


図5 a

Ⅰ工の反応-濃度曲線。横軸は濃度の対数で表わしてある。FRU: D-fructose, GLU: D-glucose, MAL: maltose, SUC: sucrose

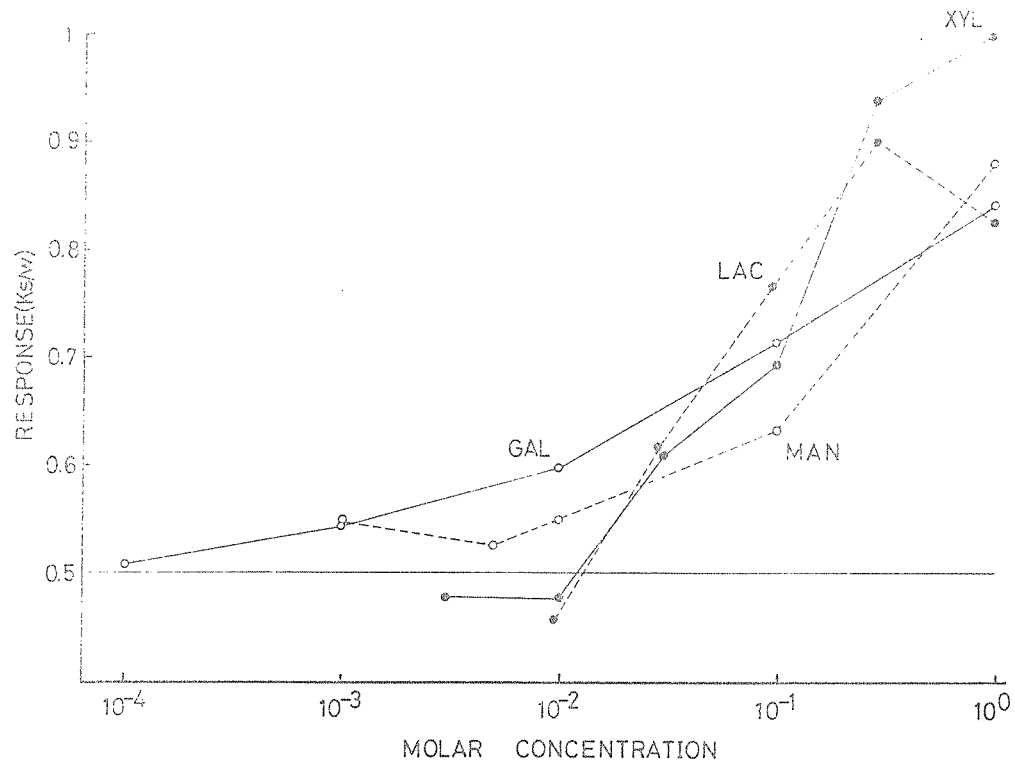


図5 b

ハエの反応-濃度曲線。図5 a と同様にして表わした。GAL : D-galactose, LAC : lactose, MAN : D-mannose, XYL : D-xylose

K 値はいずれの糖に対しとも濃度の上昇に伴い 0.5 ~ 1.0 の間をほぼ S 字型に増加してゐる。反応が  $K = 0.5$  (蒸留水と糖間の選別が行われる。) と上回る濃度を閾値とすると I. maltose II. sucrose III. glucose, fructose, galactose, lactose, mannose 及び xylose の順に閾値が高い。また  $K = 0.75$  (最大反応の 1/2 を示す値) と与える濃度  $C_{0.75}$  と比較すると I. maltose, fructose, sucrose, glucose はそれぞれ  $1.7 \times 10^{-3} M$ ,  $2.8 \times 10^{-3} M$ ,  $3.9 \times 10^{-3} M$ ,  $7.0 \times 10^{-3} M$  とあるのに対し、II. xylose, lactose, galactose, mannose はそれぞれ  $1.3 \times 10^{-2} M$ ,  $6.9 \times 10^{-2} M$ ,  $2.0 \times 10^{-1} M$ ,  $3.2 \times 10^{-1} M$  があり、I の 4 種の糖に較べると約 10 ~ 100 倍の高い値を示してゐる。これらの値をアオバエで得らる (16), (17) 反射の閾値と比較するとよく似た傾向が認められる。<sup>\*</sup>従つて、これらの 2 種のハエは非常に類似した糖受容器を有してゐると考えられる。

\* アオバエでは閾値の低い方から maltose, fructose, sucrose, glucose, xylose, galactose, mannose, lactose の順である。

Sugars	Concentrations(M)		Maximal numbers of impulses / 0.2 sec
	$C_{0.75}$	$C_{R_m/2}$	
Maltose	$1.7 \times 10^{-3}$	$4.8 \times 10^{-3}$	29.4
Sucrose	$3.9 \times 10^{-3}$	$5.0 \times 10^{-3}$	26.6
Glucose	$7.0 \times 10^{-3}$	$5.6 \times 10^{-3}$	21.6
Fructose	$2.8 \times 10^{-3}$	$3.0 \times 10^{-3}$	14.6
Lactose	$6.9 \times 10^{-2}$	$> 3.0 \times 10^{-1}$	---
Xylose	$1.3 \times 10^{-1}$	$> 1.0$	---
Mannose	$3.2 \times 10^{-1}$	$> 1.0$	---
Galactose	$2.0 \times 10^{-1}$	$> 1.0$	---

表 1

糖に対するハエの行動反応と感覚毛の電気的応答の比較。パラメータ  $C_{0.75}$  は行動反応において  $k=0.75$  と与える糖濃度,  $R_m$  は感覚毛の糖受容器の最大反応値,  $C_{R_m/2}$  はその半分の反応値と与える糖濃度である。

## IV 突然変異の検出

前述したように、四法を用いて3種類の糖—sucrose, glucose 及び fructose—に対する反応性の変異を同時に検出できる。10トリ血中の4個のリンゴのうち3個にそれぞれ3種の糖を、図5から等しいK値を与える濃度を求め配置する。残り1個のリンゴには対照として蒸留水を用いる。すると、ハエは3個の糖リンゴにほぼ等しい割合で集まる。実際には0.051% fructose, 0.071% glucose, 0.021% sucrose 及び蒸留水を用い、ハエはこれらに約1:1:1:0.2の割合で集まる。もしこの3種の糖のうちどれか1種類またはそれ以上でよい。これに対して反応性の变化した系統を用いるならば、この分布の割合に異常を示すはずである。

作成した各系統について糖の反応—濃度曲線を調べたときと同じ条件下でこの反応テストを行った。写真撮影は10分毎に4回行った。各糖はK値が測定中に経時変化をしない。

うに充分低い濃度をもつて、2-4回の測定中選択比は変化しない。

0.0517 fructose, 0.0717 glucose, 0.0217 sucrose 及び水に対する反応値  $K_1, K_2, K_3$  及び  $K_0$  は、それぞれに集めて、人工の数  $S_1, S_2, S_3$  及び  $S_0$  とすると次のように定められる。

$$K_i = \frac{S_i}{\sum S_i} \quad (i=0, 1, 2, 3)$$

各時間における  $K_i$  を求め得られ、4回分の測定値を平均して親系統の反応値と比較した。親系統は A75-3 であり、38回のテストを繰返し平均値より  $K_0=0.063$  (蒸留水),  $K_1=0.30$  (fructose),  $K_2=0.34$  (glucose),  $K_3=0.29$  (sucrose) である。作成した系統の多くは親系統と同様の選択比を示したが、ある種の系統は異常を示した。表2はこの中致死遺伝子をもたない97系統中に見出された異常系統の反応を示している。各系統を多数世代を隔てた後でもこれらの変異には再現性があり、これは遺伝的変異によるものと思われる。変異系

Strains	Response ratio ( per cent )			
	$K_0$	$K_1$	$K_2$	$K_3$
53B03	6.2	46.8	8.8	38.3
123A01	5.5	38.5	10.3	45.8
126B04	7.3	43.0	10.6	39.0
115B03	6.8	36.0	10.7	46.7
75A10	12.3	8.2	13.7	65.8
127A04	7.0	33.4	15.3	44.2
104A03	13.1	23.1	17.1	46.8
107A03	7.4	22.8	18.2	51.6
121A03	6.1	39.5	43.0	11.4
51A05	8.5	20.3	59.6	11.7
113A06	9.1	37.5	41.3	12.2
125A02	8.8	34.6	42.5	14.1
115B01	12.9	27.9	42.9	16.4
128A05	4.4	25.9	52.6	17.2
129B08	9.2	18.8	52.9	19.0
AA75-3 (parental strain)	6.3	30.4	34.4	29.3

表 2

作成した系統中から見出された行動変異系統とそれらの反応。最下段に比較のため親系統 AA75-3 の反応値を示した。 $K_0 \sim K_3$  の値のうち、1 つ以上に親系統の値と統計的に有意な差を 2 回以上の検定実験で示した系統を異常とした。



統の出現頻度が予想され $\gamma$ に $\gamma$ はるかに高い  
 か、これは味覚行動に関与する遺伝子の数が  
 非常に多い $\gamma$ のみかり上 $\gamma$ の出現頻度が増し $\gamma$   
 と考えることもできる。一方、このような検  
 定法では変異が、受容器のみならず中枢や運  
 動神経系にあるいは運動器官にあり $\gamma$ 何らかの  
 遺伝的変異に $\gamma$ 引き起こされる可能性を  
 考慮しなければならぬ。

しかし表2に示され $\gamma$ 変異のパターンを比  
 較すると興味ある傾向が認められる。見出さ  
 れ $\gamma$ 15系統中 glucose に対する反応値 ( $K_2$ )  
 の低下した系統が最も多く、それに次いで  
 sucrose ( $K_3$ )、fructose ( $K_1$ ) の順であり、  
 fructose の変異は1系統のみである。また $\gamma$   
 $K_2$ と $K_3$ の間には強い逆相関がみられる一方、  
 $K_1$ と $K_2$ 、 $K_3$ の間にはほとんど相関がみられな  
 いことも興味深い。以上の事実は受容器自体  
 の特性を示唆するものと思われる。

## 第二部 突然変異体<sup>18)</sup>の味覚生理学的研究

### V 唇弁糖受容器とその反応

得られた行動変異体の中から糖受容器においてその反応性の变化を引起した系統を見出し、その反応特異性を明らかにするために唇弁化学感覚毛 *labellar chemosensory hair* の糖受容器の反応を調べた。

ハエの口器は吻 *proboscis* とよばれる特殊化した器官であり、その先端部には唇弁 *labial palpus* 又は *labellum* とよばれる肥厚した1対の葉状の弁をもつ。化学感覚毛はこの唇弁の外側に多数分布しており、感覚神経の突起がこの内部を走り先端に達する。ハエでは唇弁感覚毛とは別に跗節 *tarsus* にも同様の感覚毛の存在が知られている。これらは共に接触化学感覚器 *contact chemoreceptor* ... とよばれる液体化学刺激を受け入れる。ラウショウバエの唇弁に分布する感覚毛の種類と位置を確認するために走査型電子顕微鏡を用いて観察を行った。図6は Beidler<sup>18)</sup>の方法に従い、ハ

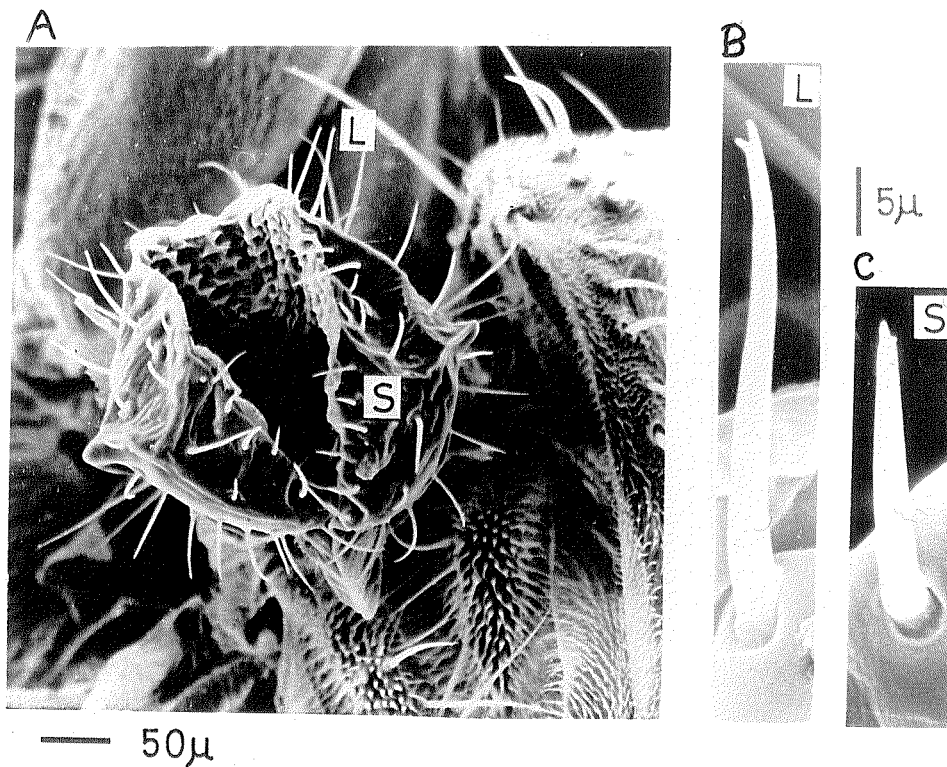


図 6

腹側から見たショウジョウバエ口器の唇弁  
(A)と唇弁化学感覚毛(BおよびC)の走査型  
電子顕微鏡像。L: L型唇弁感覚毛, S: S  
型唇弁感覚毛。詳しくは本文参照。倍率;  
(A)300x, (B)と(C)3000x

エの表面に金を凝着させ、口器の部分で拡大撮影したものである。

唇弁部の感覚毛は外部形態からおおよそ次の種類に別けることができる。

(1) し型唇弁感覚毛・・・基部直径 $2 \sim 3 \mu$   
長さ $45 \sim 35 \mu$

(2) s型唇弁感覚毛・・・基部直径 $2 \sim 3 \mu$   
長さ $20 \sim 30 \mu$

これらの感覚毛はともにやや湾曲しており先端部に近い程直径は小さく先端部は基部のおおよそ $1/2$ の直径となる。先端は叉状に更に分枝し太さ約 $0.5 \mu$ 、長さ約 $2 \mu$ の二本の突起をもつ。このような先端部の構造はシヨウジヨウバエに特異的であり、アオバエ *Phormia regina* <sup>19)</sup> meigen とはみられない。アオバエに關しては唇弁感覚毛の分布とその神経接続についての詳細は報告<sup>20)</sup>がある。キイロシヨウジヨウバエの唇弁感覚毛とアオバエのものとを比較すると感覚毛の数は前者が約 $60 \sim 80$ 本、後者は $240 \sim 260$ 本を約 $1/4$ である。また感覚毛の大きさは

アオバエの L 型 ( Largest ) は太さ  $14 \sim 16 \mu$   
 ・ 長さ  $330 \sim 429 \mu$  . I 型 ( Intermediate ) は  
 太さ  $9 \sim 11 \mu$  . 長さ  $110 \sim 247 \mu$  である。  
 ショウジョウバエはこれらの約  $1/8$  にすぎない。  
 。しかしながら両者の感覚毛の分布パターンは  
 基本的には類似している。すなわちショウ  
 ジョウバエの感覚毛は唇弁の外側と前後に規  
 則的かつ左右対象に配列し S 型感覚毛はその  
 腹側の周辺部に L 型感覚毛はより背側に配列  
 する。これはアオバエの L 型、L 型、I 型の  
 配列順序と一致する。更にアオバエでは margi-  
 nal hair とよばれる小さな感覚毛が唇弁の最  
 も内側の周辺部に分布しており、ショウジョ  
 ウバエでも受容機能は確認されているが同  
 様の構造が顕微鏡的に確かめられた。このう  
 ち電気生理学的実験には L 型の感覚毛のみを  
 用いた。また突然変異体の反応と正常の反応  
 とを比較するとき、L 型の中で最も長い持定  
 の二本の感覚毛を選んで用いた。  
 糖受容器の反応はこれらの感覚毛を以下<sup>に</sup>述べ

3 方法に59 調へ記録した。

ハエは羽化後数時間から2日の成虫を用い  
氷で麻痺させ、ロゼットを使用し、股と翅  
を注意深く除去した。基部の太さ1mm、先端  
部約100 $\mu$ のカウス毛細管にEphrussiとBeadle  
の生理食塩水をつち、手術したハエにこれを  
刺入しその先端を頭部内に固定し、材料を保  
持するとともに不図電極として用いた。この  
方法に59 ハエの受容器の反応性を失わせる  
いままゝ2~4時間刺激・記録を行うこともあ  
る。

刺激と記録にはショウジョウバエの感覚毛  
が小さいためにsidewall recording法に59、  
受容器の直流変化(受容器電位)を記録する  
森田<sup>2)</sup>の方法を採用するとは困難である。  
の2 Hodgson<sup>1)</sup>のtip recording法を用いた。  
先端部直径50~70 $\mu$ のカウス毛細管に糖と、  
電解質とを加え、10<sup>-4</sup>M NaClの混合液をつち  
刺激と記録電極を兼用する。この電極はマイ  
クロリレーの電磁石による駆動による。

にし、こゝらでマイクアンプに  
よって顕微鏡下の操作した。刺激と記録は電  
磁石による微動変位で、毛細管先端部の溶液  
が感覚毛先端の受容器に接触して行う  
れる。シヨウシヨウバエでは唇弁感覚毛から  
神経応答を記録する際に次のような技術的問  
題点がある。

(1) 感覚毛はL型で太さ $2 \sim 3 \mu$ 、長さ  
 $45 \sim 55 \mu$ でその自身で $10^7 \sim 10^8 \Omega$ の高抵抗値を  
有している。

(2) 感覚毛自体が先端部側に数 $10 mV$ の正  
の直流電位をもっている。

(3) 刺激・記録電極の先端部は細く、1か  
の電解液に高濃度の塩を用いるから塩受容器  
による興奮が記録に混入して判別が困難にな  
るから充分濃度の低い塩溶液を用いるべきは  
なるまい。また一方高濃度の糖は溶液の伝導  
性を著しく減少させる。こゝらの理由から電  
極は $10^7 \sim 10^8 \Omega$ の抵抗値をもつようになる。

(4) 記録される糖受容器からのスパイク電

位の大さは高々1~2 mV 程度である。

( 5 ) 森田らの *sidewall recording* 法は糖刺激によるスパイク状の神経興奮とともに、受容器電位と思われる電極側が負の直流変化が同時に現われる。

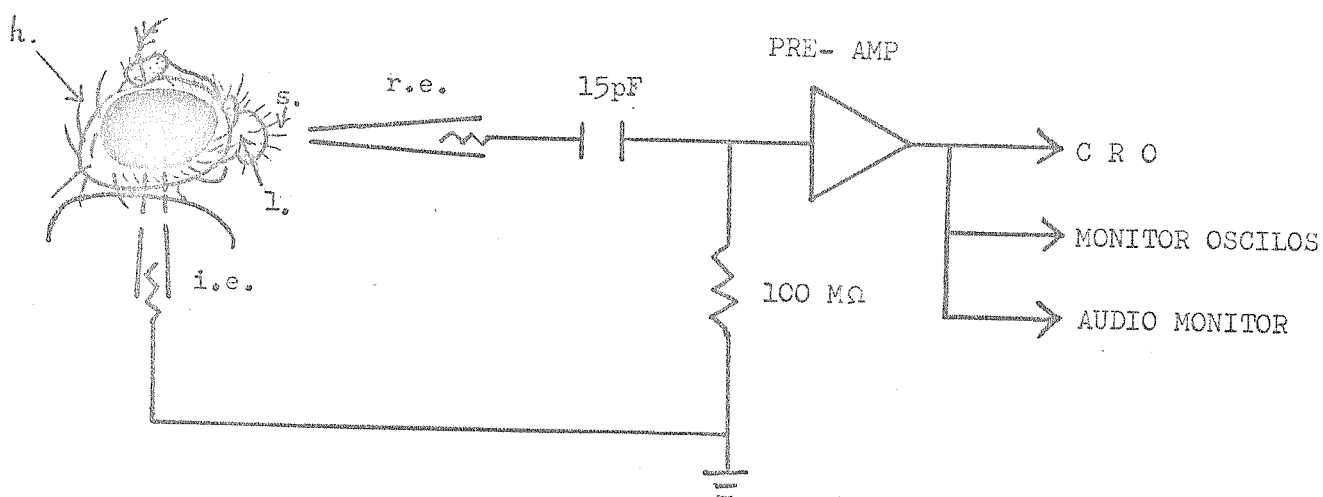
今回使用した *tip recording* 法は交流成分記録法なので ( 2 ) 及び ( 5 ) の直流成分は測定されないが、刺激直後に起こる大さな直流電位変動を記録が損なわれるのを防ぐため、15 pF のコンデンサーを刺激・記録電極と前置増幅器の入力の間に挿入し、刺激前にあらかじめ他の感覚毛を用いてコンデンサーを荷電させ接触時の電位レベルに近づけておくようにした。この方法による刺激直後の記録の乱れはある程度小さくするに ( 1 ) と ( 3 ) に対し、高い入力インピーダンスをもつ前置増幅器が必要である。このため微分電極用に開発された増幅器 198-4 ( 日本光電 ) を用いたが、増幅器の入力は刺激時以外のもう1つ *tip recording* 法では開放されるのを両入力



端子間に  $10^8 \Omega$  の抵抗を電極と並列に接続して用いた。この抵抗により信号は幾分減衰するが、糖受容器の反応を調べるには神経の発火頻度の測定が可能であり、充分であり、活動電位の絶対値測定は必要ないから、校正せずともよい記録を行った。

前置増中器により 10 倍に信号を増中し、後オシロスコープ (日本光電 VC-7) と連続撮影装置 (日本光電 PC-2B) で記録した。なお記録に入る高周波成分を除去するにオシロスコープの主増中器の入力を  $0.01 \mu\text{F}$  のコンデンサーを通して接地した。これにより信号の立ち上がりが悪くなるが、今回の目的にはよしつかえる。また実験中は別にモーターオシロスコープとオートイオモーターを用い、信号を実験中に観察できるようにした。

図 7 に親系統 AA/75-3 の碓の L 型唇弁感覚毛からの記録例を示した。この型の感覚毛では種々の刺激に対し、少なくとも 3 種類の独立な活動電位がみられた。すなわち (1) 食



図

唇弁感覚毛から受容器の電気的応答を記録  
 するための装置概略図。h: 頭部, i.e.: 不  
 関電極, l: 唇弁, r.e.: 刺激および記録電  
 極, s: 唇弁感覚毛

塩、塩化カリウム、塩化リチウム等の一価金  
 属塩溶液刺激を引起させる最も大きいイ  
 ンパルス(図7(a)及び(b)のV)。 (2) 種々の  
 糖溶液の刺激によつて引起される(1)の  
 9や、小さいインパルス(図7のS)。及び  
 (3) 糖や塩濃度が比較的低い溶液を刺激し  
 ても、時に現われる不規則な小さいインパルス  
 (図7(a)のW)がある。従つてV、S、Wはそ  
 れぞれ塩受容器、糖受容器、水受容器の興奮  
 に応ずるものと思われる。L型感覚毛中には少な  
 くともこれらの種の受容細胞が存在すると思  
 われる。感覚毛にはこれらの化学受容細胞と  
 は別に、毛の機械的歪みに対し発火する機  
 械受容細胞 mechanoreceptor が存在してゐる。  
 この種の刺激中に歪力が加はるとこの細胞中  
 に高頻度のスパイク放電が起る記録が阻害  
 される。そのため実験機と床面との間にはイ  
 ンシュレーターを置き、外部からの振動を  
 遮断し、更に電極のガラス壁と感覚毛の接触  
 が起らないように注意深く刺激を行ひ、機

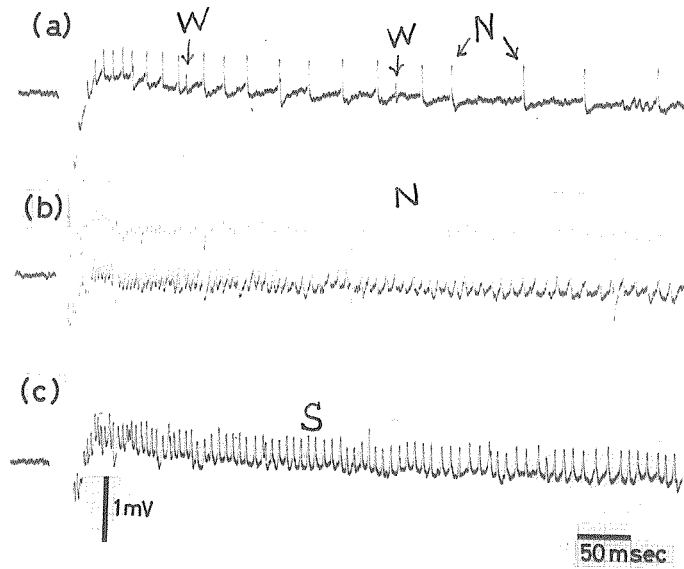


図 7

L型唇弁感覚毛でみられる受容器反応の記録例。(a)  $10^{-4} M NaCl$ , (b)  $10^{-1} M NaCl$ , (c)  $2 \times 10^{-1} M Sucrose + 10^{-4} M NaCl$  を刺激液としたときの反応を示す。N, S, Wはそれぞれ塩、糖、水受容器で発火したインパルスを示している。

鹹受容細胞の発火を防いだ。塩受容器からの  
 V型のパルスは食塩濃度の上昇に伴い頻  
 度が高まる一方、濃度の充分低い ( $10^{-4}M \sim 10^{-6}$   
 $M NaCl$ ) 溶液に対しては一定の発火頻度を保  
 って消失し、 $NaCl$  から自発性放電を行って  
 いると考えられる。ヒンチン<sup>21)</sup>バエ *Boettche-*  
*risca peregrina* での塩受容器が蒸留水のみに  
 刺激されることを報告している。

刺激溶液に加える電解質は塩受容器に対し  
 て不活性か、または抑制性を有するものか望ま  
 れる。塩化コリウムは高濃度の塩受容器の反応  
 を抑制するか、糖受容器に対しては同様の抑制  
 効果をもつたか電解質として用いるには不適  
 である。食塩は塩受容器に対して強い刺激  
 性を有するか、低濃度では自発放電の発火頻度  
 を抑制し、しかも電導性を維持するにのみ  
 限る実験では  $10^{-4}M$  の食塩を電解質として用い  
 た。

刺激時間は1秒以内とし、同じ感覚毛を2回  
 以上刺激するとその回復時間は5分間の回復

時間をおいた。反応の大きさは刺激開始後0.2秒から0.4秒までの0.2秒間に発火1回の糖受容器からインテグレーションの数で表わした。実験はすべて室温20°C、相対湿度60~80%の条件下で行った。

行動実験に用いた8種の糖 - sucrose, maltose, lactose, glucose, fructose, mannose, galactose 及び xylose - について親系統 AA75-3 の雄のL型唇弁感覚毛の反応性を調べた。反応はこれらの糖のうち sucrose, maltose, glucose, fructose の4種の糖についてのみ得られた。図8はこれらの糖に対する反応-濃度曲線を示したものである。反応はいずれの糖に対しても濃度の対数に対してほぼS字型に変化し、ある濃度以上では反応は飽和する。最大反応の大きさは各糖に特徴的であり平均値と比較すると二糖類の maltose と sucrose はそれぞれ  $29.4 \pm 0.26.7$  インテグレーション / 0.2秒、単糖類の glucose と fructose はそれぞれ  $21.6 \pm 0.14.6$  インテグレーション / 0.2秒であった。(表I)。こ

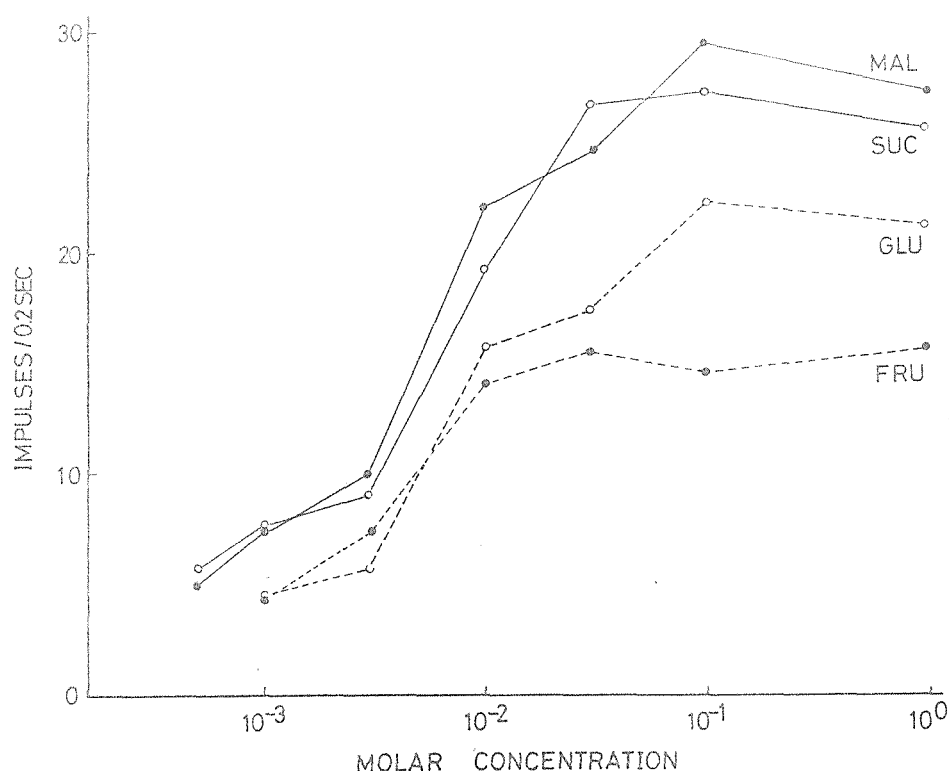


図8

maltose, sucrose, D-glucose, D-fructose に対する L 型唇弁感覚毛の反応曲線。縦軸は刺激後 0.2 秒から 0.4 秒までの間に発火する糖受容器のインパルス数。横軸は糖濃度の対数で表わした。略号は図 5 と同じ。

の 4 種の糖の刺激性の順位はニフバエ<sup>22)</sup>とよく一致する。

一方、糖と受容器との親和性を森田らの方法に従い、最大反応の  $1/2$  の反応値を与える糖濃度  $C_{m/2}$  を指標として比較すると sucrose :  $5.0 \times 10^{-3} M$ , maltose :  $4.8 \times 10^{-3} M$ , glucose :  $5.6 \times 10^{-3} M$ , fructose :  $3.0 \times 10^{-3} M$  の 4 種と類似の値を示した。これは行動実験から得られた  $I = C_{0.75}$  (すなわち  $1.7 \times 10^{-3} M$ ,  $5.9 \times 10^{-3} M$ ,  $7.0 \times 10^{-3} M$ ,  $2.8 \times 10^{-3} M$ ) と対応しており、行動反応の結果の感覚毛の特性とある程度反映していることがわかる。L 型唇毛感覚毛は lactose, mannose, galactose, xylose に対しては反応性が認められず、これはこれらの糖に対しては行動実験での反応性のハーフ値が前 4 種と異なっている、他の型の受容器または感覚毛の関与しているものと思われる。



## VI 糖受容器反応の変異の検出

行動反応で見い出され、変異系統の中から唇毛感覚毛における反応性の異常を検出する。このに、刺激性のあり、前記の4種の糖に対する反応をそれぞれこの系統で調べた。検定には、L型感覚毛のうち最も長い特定の本、感覚毛を用いて  $10^{-17}$  及び  $10^{-19}$  sucrose, maltose, glucose, fructose に対する反応を調べ、感覚毛の反応性はこれらの間を有意差があるか、この本、感覚毛の反応値を平均して1個体の反応値とした。親系統 AA75-3 と作成した行動変異系統の間を比較検定をした結果、系統 126 B 04 は glucose に対して特異的に反応性の低下した突然変異であることがわかった。(図9)。

つまりわが親系統 AA75-3 は  $10^{-17}$ ,  $10^{-19}$  glucose に対して平均 19.6 及び 10.6 イ = 10 ルス / 0.2 秒の反応性を示すから、126 B 04 はそれぞれ 14.5 及び 5.4 イ = 10 ルス / 0.2 秒であり、5.1 及び 0.7 イ = 10 ルスの減少が認められる(表3)。

一方 fructose に対しては親系統との間

に有意差は認められなかった。また  $P = 1.26 \times 10^{-4}$  は二糖類の sucrose と maltose に対し  $2 \times 10^{-4}$  濃度では正常な反応性を示すか、 $10^{-4}$  濃度ではそれより 2.5 及び 2.1 倍はむしろ減少したところ。統計的には 5% 水準の有意差が認められなかった。

突然変異の反応を因子的親系統の反応曲線に対応させると、glucose に対し  $R_m$  と  $CR_m/2$  の両値が変化しうる可能性があるが sucrose と maltose に対し  $2 \times 10^{-4}$  反応の変化は  $R_m$  の減少ではなく  $CR_m/2$  の増加に属するものと考えられる。反応性における  $R_m$  と  $CR_m/2$  はそれより受容部位の数と結合の親和性に対応すると考えられる。したがって、シヨウシヨウバエの受容器に起る  $P_1 = 1$  の突然変異がどのような受容部位の変化に対応しているかを知らなければ、これらの差のある糖をばいの glucose 誘導体や他の糖に属するもの今後更に電気生理学的に調べなくては必要がある。

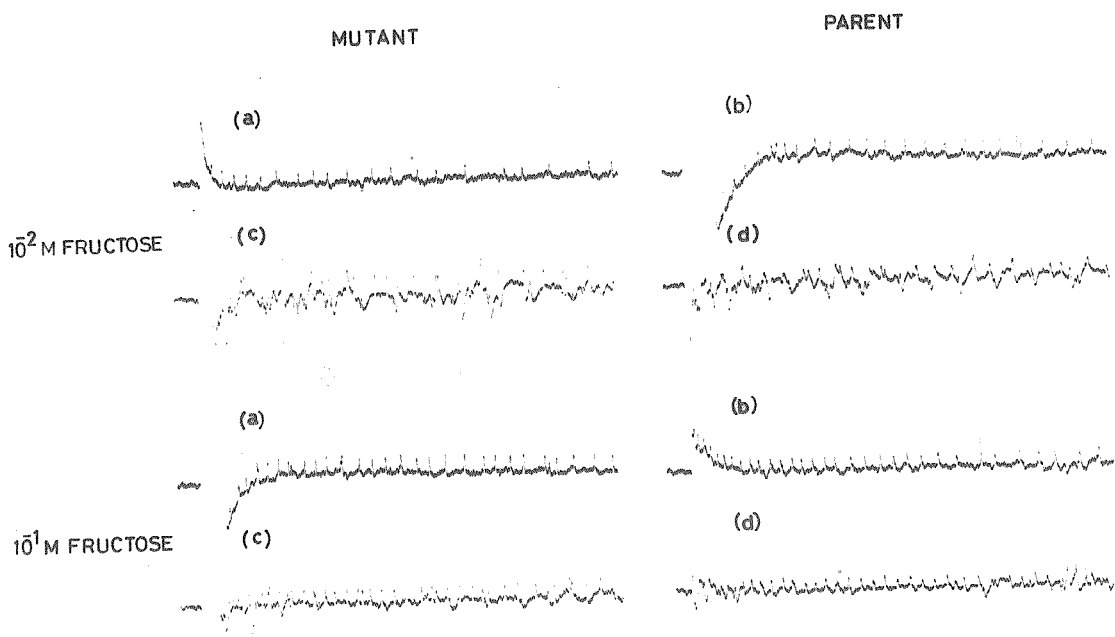
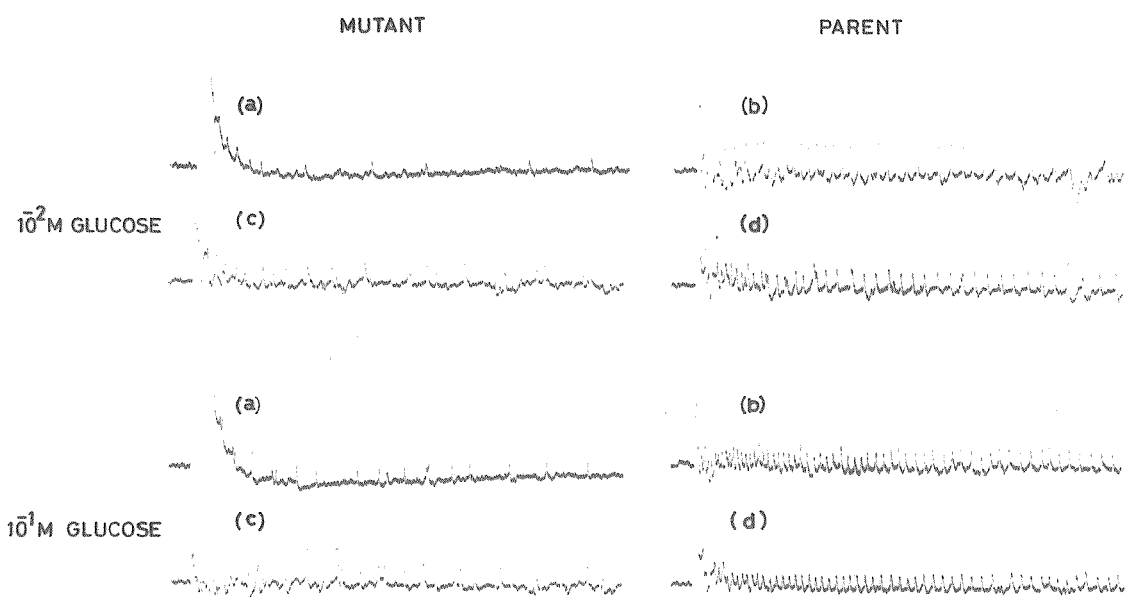


図 (前頁)

$10^{-2}M$ ,  $10^{-1}M$  glucose と,  $10^{-2}M$ ,  $10^{-1}M$  fructose  
に対する突然変異体と親系統の唇弁感覚毛で  
の反応の比較。(a)突然変異体雄 (b) AA75-3  
雄 (c) 突然変異体雌 (d) AA75-3 雌の4者の  
反応を示した。各刺激とも4者の同一の感覚  
毛を使用している。

Table: Responses of Mutant, Parent,  $F_1$  and  $BF_1$  Flies to Sugars

( 42 )

Sugars	Concentration (M)	Parent	Mutant	$F_1$	$BF_1$
Sucrose	$10^{-2}$	15.7( $\pm 4.4$ )	13.2 <sup>*</sup> ( $\pm 2.3$ )	15.5( $\pm 3.8$ )	14.7( $\pm 4.1$ )
	$10^{-1}$	24.6( $\pm 2.9$ )	26.0( $\pm 3.4$ )	25.6( $\pm 3.6$ )	25.9( $\pm 3.2$ )
Maltose	$10^{-2}$	19.9( $\pm 3.3$ )	17.8 <sup>*</sup> ( $\pm 3.1$ )	19.7( $\pm 4.5$ )	19.7( $\pm 4.0$ )
	$10^{-1}$	25.2( $\pm 3.1$ )	24.5( $\pm 3.8$ )	25.0( $\pm 3.9$ )	25.4( $\pm 2.8$ )
Fructose	$10^{-2}$	6.7( $\pm 2.1$ )	6.1( $\pm 2.4$ )	6.6( $\pm 3.0$ )	6.7( $\pm 2.6$ )
	$10^{-1}$	15.7( $\pm 3.4$ )	15.0( $\pm 3.1$ )	14.9( $\pm 2.8$ )	15.9( $\pm 2.2$ )
Glucose	$10^{-2}$	10.6( $\pm 3.8$ )	3.4 <sup>**</sup> ( $\pm 3.5$ )	9.6( $\pm 2.9$ )	6.4 <sup>†</sup> ( $\pm 4.3$ )
	$10^{-1}$	19.6( $\pm 3.4$ )	14.5 <sup>**</sup> ( $\pm 3.2$ )	19.4( $\pm 3.6$ )	17.5 <sup>†</sup> ( $\pm 4.5$ )

表 3

突然変異体、親系統、 $F_1$  および  $F_2$  の糖に対する反応性の比較。×印は突然変異体が親系統と比べて有意の差を示す反応値である（\*： $p < 0.05$ ，\*\*： $p < 0.01$ ）。†印は突然変異体、親系統両者に対し有意差（ $p < 0.05$ ）を示した  $F_2$  の反応値。値は親系統、突然変異系統、 $F_1$ 、 $F_2$  それぞれ 14, 15, 20 および 40 個体の反応値を平均して求めた。カッコ内は不偏分散の平方根値を表わす。

# VII 突然変異体の遺伝学的実験

126 B 04 の雌雄間での反応性を比較すると、  
 10<sup>1</sup> 17 glucose に対し 2 雄は 14.6 ± 1.9 イン/10<sup>6</sup> ルス、  
 雌は 14.4 ± 1.2 イン/10<sup>6</sup> ルスであり、また 10<sup>2</sup> 17  
 glucose に対し 2 雄は 3.7 ± 1.3 イン/10<sup>6</sup> ルス、雌は 3.1  
 ± 1.9 イン/10<sup>6</sup> ルスで雌雄間に有意差はなく、こ  
 れは突然変異を保有していることを示している。  
 性染色体は雄に誘起剤で処理された X 染色体  
 をもつが、雌は系統 T5 の付着 X (XX) 染色  
 体をもつというのと少くとも突然変異は性  
 染色体に誘起されたものでなく、従って常  
 染色体上のものである。

突然変異遺伝子の性質を更に調べるために、  
 126 B 04 (17) と親系統 AA75-3 (P) との  
 間での相反交雑 (17♂ × P♀ と P♂ × 17♀)  
 を行い、得られた F<sub>1</sub> の反応性を調べた。表 3  
 第 5 列に F<sub>1</sub> 20 個体の各糖に対する反応の平均  
 値を示している。表現型は親系統の反応と一致し  
 野性型を示している。また F<sub>1</sub> 3 の中で交配 17♂ × P  
 ♀ と P♂ × 17♀ により得られた F<sub>1</sub> の間、また F<sub>2</sub>

# Ⅶ 突然変異体の遺伝学的実験

126 B 04 の雌雄間 2 反応性を比較すると、  
 10<sup>17</sup> glucose に対し 2 雄は  $14.6 \pm 1.9$  インポルス  
 、雌は  $14.4 \pm 1.2$  インポルス であり、 $10^{-17}$  glucose に対し 2 雄は  $3.7 \pm 1.3$  インポルス、雌は  $3.1 \pm 1.9$  インポルス 2 雌雄間に有意差はなく、  
 もに突然変異を保有してゐることを示した。  
 性染色体は雄が誘起剤で処理された X 染色体  
 をもつが、雌は系統 T 5 の付着 X (XX) 染色  
 体をもつてゐるの、少なくとも突然変異は性  
 染色体に誘起されたものでなく、従つて常  
 染色体上のものと考えられる。

突然変異遺伝子の性質を更に調べるため、  
 126 B 04 (17) と親系統 AA75-3 (P) との  
 間 2 相反交雑 (17♂ × P ♀ 及 P ♂ × 17 ♀)  
 を行ひ、得られた F<sub>1</sub> の反応性を調べた。表 3  
 第 5 列に F<sub>1</sub> 20 個体の各糖に対する反応の平均  
 値を示した。表現型は親系統の反応と一致し  
 野強型を示した。また F<sub>1</sub> の中 2 交配 17♂ × P  
 ♀ と P ♂ × 17 ♀ により得られた F<sub>1</sub> の間、また

は  $F_2$  の雌雄間に差は認められず、この突然変異が常染色体上の劣性突然変異であることがわかった。第6例は  $F_1$  と 126 B 04 (17) とを交配し ( $F_1 \sigma \times 17 \text{ 雌}$  および  $17 \sigma \times F_1 \text{ 雌}$ ) を得られ、 $F_2$  40 個体の反応の平均値である。 $F_2$  は glucose に対する反応値は  $\bar{x}$  に親系統と突然変異系統の中間値を示した。B 04 の各個体についての反応は、縦軸に fructose、横軸に glucose に対する反応値をとって表わした。この図 10 の  $\bar{x}$  がある。図 10 の  $\bar{x}$  は同様に表わした親系統、突然変異系統、および  $F_2$  の反応値である。これらの図で各個体の反応値の分布をみると親系統と突然変異系統は、fructose に対してはほとんど差を示さず、glucose に対しては 5 秒から 7 秒から 10 秒から 0.2 秒の反応値を境として分布領域がその両側にそれぞれ設定される。境界線を図 10 のように設けると  $F_2$  の 40 個体の分布はこれらの両分布域を占める。この分布を示し、設定した境界線はほぼ  $\bar{x}$  である。等分すると、親系統側 21 個体、突然変異系



統制 19 個体) 。 二水 15  $F_2$  の 7 個に存在し、  
右性 の 突然変異遺伝子 が 度し 交配 に 59  $B_F$  の  
分離 し、 $F_2$  の 1 と 解釈 できる 。 突然変異 が 単一  
の 遺伝子 に 53 の 1 と 仮定 し、 $F_2$  の 場合 に 15  $B_F$  の  
分離 比 は 二水 と 矛盾 し、 $F_2$  の 10 の 1 の 分  
布 から 15 複数 遺伝子 の 分離 に 53 の 可能性 も 考  
えられ、 $F_2$  の 突然変異 に 関与 する 遺伝子 の 数  
を 論議 する に 15 連鎖群 と 遺伝子 座 の 確定 が 必  
要 であり、 $F_2$  の 15 の 今後の 課題 である 。

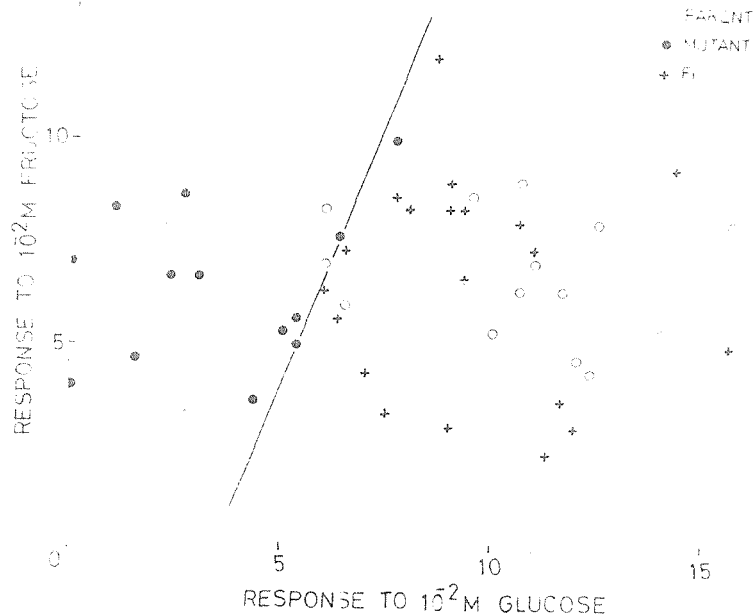


図 10(a)

親系統 7♂ + 7♀, 突然変異系統 6♂ + 7♀  
 の交配の  $F_1$  10♂ + 10♀ (5♂ + 5♀:  $F_1$  (突  
 然変異系統♂ × 親系統♀), 5♂ + 5♀:  $F_1$  (親系  
 統♂ × 突然変異系統♀)) の  $10^{-2}M$  fructose  
 (縦軸) と  $10^{-2}M$  glucose (横軸) に対する反  
 応性の分布。各プロットは 1 個体の反応値を示  
 すが、この本の感覚毛の反応の平均値を示す。

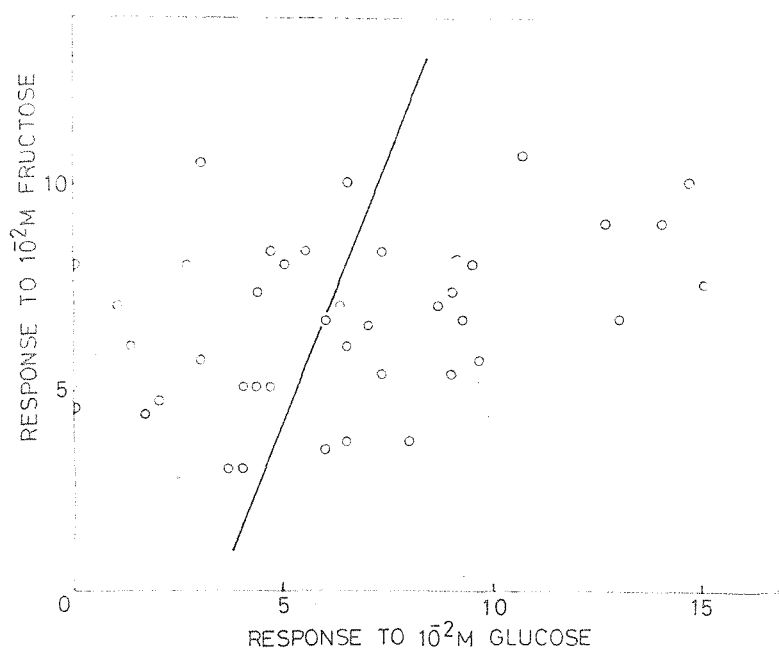


図10(b)

図10(a)と同様に17表わした $BF_2$  20♂+20♀  
 (10♂+10♀:  $BF_2$  ( $F_1$ ♂×突然変異体♀),  
 10♂+10♀:  $BF_2$  (突然変異体♂× $F_1$ ♀))の  
 反応。境界線は前図に同じ。

## VIII 論 議

ショウジョウバエのL型感覚毛には、その反応記録から判別すると唯1個の糖受容細胞のみが存在している。したが、て受容器の糖に対する反応の特異性は感覚毛の先端部に突出した、神経末端の受容部位における糖の受容特性を直接反映したものである。アオバエでは受容部位の種類に関して議論した興味ある報告がいくつか行われている。

Dethier<sup>16)</sup>は行動実験から刺激効果の弱いmannoseが、fructoseと混ぜるとこの刺激効果を拮抗的に強く阻害し、一方glucoseに対しては加算的かまたは弱い相乗効果をもつことを見出し、これは受容部位が1種類でなくfructose部位とglucose部位の2種類あり、mannoseはこのうちfructose部位側に結合するためと考えられた。このmannose効果は森田<sup>22)</sup>や、後にDethier自身<sup>25)</sup>によ、て受容器レベルにおいて電気生理学的に確認された。

また Evans<sup>23)</sup>は幼虫時期に特定の糖を添加した培地で飼育されたハエは成虫になつてからの、糖に対する反応性に著しい変化がみられることを見出し、發生的にも glucose 系の受容部位と fructose 系の受容部位が独立であることを示唆した結果を得た。この実験は De-  
thier<sup>24)</sup>らにより一部技術的に改良されて再試され、Evans とは異つた結果を得たが、少くとも幼虫時期に与えられた糖が、成虫の糖に対する反応性を特異的に修飾する点では一致している。

また Evans は糖の構造と刺激性の間に、一定の関係があることを指摘し、特に glucose 部位に結合すると思われる糖が特定の立体配座をとる点で共通していることを示した。本  
島<sup>26)</sup>も糖の立体配座と刺激性の関係について考察し、上述の二部位説を支持している。

今回得られたキイロショウジョウバエの糖受容突然変異体は glucose, sucrose および maltose に対して反応性が低下しているが、

fructose に対しては正常の反応を示した。したがってこのハエでは少くとも2種類の遺伝的支配の異なる受容部位が存在し、一方の部位 (G 部位) は glucose, sucrose かは maltose 等を、もう一方 (F 部位) は fructose 等を受容すると考えねばならない。この結果は Jechter, Evans らの2部位説と一致しているが、必ずしも2種類のみの受容部位を限定する必要はなく、これ以外の受容部位の存在もいくつでも許容できる。換言すれば、受容体の突然変異体を何種類か作成することからできれば、その受容部位の種類数を推定することからできることになる。

またこの突然変異がひき起した受容部位の物質的変化を知ることは非常に興味あることであるが、突然変異体と親系統との間で生化学的対比較を行い、関与する「受容物質」の分離と同定を行うことは原理的には可能であると思われるので、今後の課題としたい。

## IX 摘 要

キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* を用いて糖受容反応を行動的、電気生理学的に調べ、突然変異体を作成してその反応特異性から糖受容の機作を論議した。

ショウジョウバエはペトリ皿を用いた簡単な装置によりその味覚反応を行動的に調べることができ、パラメーター $\mu$ を使って8種類の糖 - sucrose, maltose, lactose, D-glucose, D-fructose, D-mannose, D-galactose, D-xylose に対する反応特異性を表わした。

この方法を利用して、化学誘起剤EMSでハエに突然変異を誘発させて作成した多数の系統の中から味覚反応に異常を示す変異系統を検出した。また正常なハエの唇弁糖受容器は sucrose, maltose, D-glucose, D-fructose に対して反応性があることが感覚毛からの電気生理学的記録により明らかにされ、行動変異系統のなかで D-glucose に対して低い反応値を示した系統 126B04 は、受容器において

も glucose に対する感受性が特異的に低下しており、一方 fructose の感受性は正常であった。したがってこの変異は感覚毛先端部の受容部位に起った突然変異であることが推定された。また検定交配の結果、この突然変異は常染色体の劣性遺伝子により支配されていることがわかった。これらの結果からショウジョウバエの糖受容器においても、従来昆虫の味覚生理学の研究によく用いられたアオバエやニクバエ等の材料で示唆されていた2種類（またはそれ以上）の受容部位の存在が考えられた。このような遺伝学的手法により複雑な受容部位の性質の解析が可能になると思われる。



## X. 謝 辞

ショウジョウバエの感覚毛からの電氣的記錄に関しては、研究を始めるに際して九州大学理学部の白石昭雄博士に指導を受け買う所が大きい。本学教養部の菊池俊英教授には本研究のテーマと材料および実験の場を提供して戴いた。また本学料の柴田孝雄教授からは電気生理学上の諸問題について度々有益な指示と得ました。また農学部、谷村禎一、篠原容子両氏には著者らの実験の一部を担当して戴いた。ここに感謝の意を表します。

## XI. 引用文献

1. Hodgson, E. S., J. Y. Lettvin and K. D. Roeder, 1955.  
Physiology of primary chemoreceptor unit. *Science* 122:  
417-418.
2. Morita, H. and S. Yamashita, 1959. Generator potential  
of insect chemoreceptor. *Science* 130: 922.
3. 白石昭雄, 森田弘道. 1969. 「ハエの味覚」 *生体の科学*  
20: 238-252.
4. Morita, H., 1972. Primary processes of insect chemo-  
reception. *Advan. in Biophys.* 3: 161-198.
5. Dastori, F. R. and S. Price, 1966. Sweet-sensitive pro-  
tein from bovine taste buds: isolation and assay. *Sci-  
ence* 154: 905.
6. Hansen, K., 1969. The mechanism of insect sugar recep-  
tion, a biochemical investigation. In *Olfaction and  
Taste III*, ed. C. Pfaffmann, New York, Rockefeller Univer-  
sity Press: pp 382-391.
7. Adler, J., 1968. Chemoreceptors in bacteria. *Science*  
166: 1588.
8. Hazelbauer, G. L. and J. Adler, 1971. Role of the  
galactose binding protein in chemotaxis of *Escherichia  
coli* toward galactose. *Nature New Biology* 230: 101-104.
9. Kikuchi, T., 1973. Genetic alteration of olfactory  
functions in *Drosophila melanogaster*. *Japan. J. Genetics*  
48: 105-118.

10. Kikuchi, T., 1973. Specificity and molecular features of an insect attractant in a Drosophila mutant. Nature 243: 36-38.
11. Benzer, S., 1971. From the gene to behavior. J. Amer. Med. Assoc. 218: 1015-1022.
12. Dethier, V. G., 1953. Chemoreception. In Insect Physiology, ed., K.D. Roeder, Wiley, N. Y.: pp 554-576.
13. Dethier, V. G., D. R. Evans and M. V. Rhoades, 1956. Some factors controlling the ingestion of carbohydrates by the blowfly. Biol. Bull., Woods Hole, 111: 204-222.
14. Dethier, V. G. and M. V. Rhoades, 1954. Sugar preference-aversion functions for the blowfly. J. Exp. Zool. 126: 177-204.
15. Evans, D. R. and V. G. Dethier, 1957. The <sup>u</sup>reg~~l~~ation of taste thresholds for sugars in the blowfly. J. Insect. Physiol. 1: 3-17.
16. Dethier, V. G., The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly. Quart. Rev. Biol. 30: 348-371.
17. Evans, D. R., 1962. Chemical structure and stimulation by carbohydrates. In Olfaction and Taste I, ed. Y. Zotterman, Pergamon Press: 165-176.
18. Beidler, L. M., 1969. The use of the SEM in sensory biology. Proc. Engis Stereoscan Colloquim: 109-122.

19. Wolbarsht, M.L. 1965. Receptor sites in insect chemoreception. In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 30: 281-288.
20. Wilczek, M., 1967. The distribution and neuroanatomy of the labellar sense organs of the blowfly Phormia regina Meigen. J. Morph. 122: 175-202.
21. Morita, H., 1965. Effects of salts on the sugar receptor of the blowfly. In Olfaction and Taste II, ed. T. Hayashi, Pergamon Press: pp 787-798.
22. Morita, H. and A. Shiraishi, 1968. Stimulation of the labellar sugar receptor of the fleshfly by mono- and disaccharides. J. Gen. Physiol. 52: 559-583.
23. Evans, D. R., 1961. Depression of taste sensitivity to specific sugars by their presence during development. Science 133: 327-328.
24. Dethier, V. G. and N. Goldrich, 1971. Blowflies: alteration of adult taste responses by chemicals present during development. Science 173: 242-244.
25. Omand, E. and V. G. Dethier, 1969. An electrophysiological analysis of the action of carbohydrates on the sugar receptor of the blowfly. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. 62: 136-143.
26. 木島 博正, 1970. 「昆虫の味覚」科学 40: 523-530.